

## Cas d'espèces et espèce de cas : espèces et spéciation

*Myriam HARRY*

### Résumé

*Qu'est-ce qu'une espèce ? Comment la reconnaître, la définir ? Comment naissent les espèces ? Il existe plusieurs définitions de l'espèce, ce qui montre la complexité à délimiter une espèce. Pour définir une espèce, il faut étudier la variabilité intraspécifique et de cette variabilité naissent les espèces. Des outils moléculaires, utilisant le critère de variabilité génétique, peuvent être utilisés pour identifier les espèces et découvrir des espèces cryptiques, identiques d'un point de vue morphologique. La formation des espèces, ou spéciation, n'est pas obligatoirement un processus lent et progressif et ne résulte pas seulement de la sélection naturelle. De nombreux exemples nous montrent que ce processus peut être rapide et ne nécessiter que quelques générations. De plus, la mise en place d'une barrière reproductive entre deux populations peut résulter d'un processus aléatoire.*

*Chaque espèce est un cas, résultant de combinaisons évolutives uniques conduisant à un isolement reproductif par rapport aux autres espèces et l'homme n'est qu'une espèce de cas parmi les millions d'espèces existantes.*

**Mots-clés :** variabilité, évolution, espèces cryptiques, délimitation et définition de l'espèce, barcode, spéciation, isolement reproductif.

### Abstract

*What is a species? How can it be recognized, defined? How are species born?*

*There are several definitions of species, showing how complex it is to delimit a species. To define a species, we must study the intraspecific variability and from this variability species are born.*

*Molecular tools, using genetic variability, may be used to identify the species and discover cryptic species that are morphologically identical.*

*The species formation, or speciation process, is not necessarily slow and progressive and does not only result from natural selection.*

*Many examples show us that this process can be rapid and require only few generations. In addition, the establishment of a reproductive barrier between two populations may result from a random process.*

*Each species is a case, resulting from unique evolutionary combinations leading to a reproductive isolation and man is only a case among the millions of existing species.*

**Keywords :** variability, evolution, cryptic species, species delimitation and definition, barcode, reproductive isolation.

Combien d'espèces savez-vous reconnaître ?

10, 100, 200, plus ?

Les experts s'accordent sur un point, le nombre d'espèces est précisément... inconnu ! Ou plutôt, il est vaguement connu de 1 à 2 millions ; ou plutôt de 4, 8 voire 20 millions si l'on prend en considération

les espèces décrites ou à décrire ! Toute notre ignorance de la description du vivant et de ses interactions se résume en un mot : la biodiversité !

Dans tous les manuels, on peut lire que la paternité de ce mot reviendrait à Edward O. Wilson désignant par « biodiversité » l'ensemble de toutes les variations du vivant. Un problème majeur est d'avoir des estimateurs de cette biodiversité qui peut être appréhendée à différentes échelles, du paysage aux gènes, en passant par la diversité des espèces nommée diversité spécifique.

Limitons notre sujet d'étude. Imaginons-nous au bord d'un lac où s'égaillent un certain nombre de volatiles. Nous reconnaitrons des cygnes, des canards, des mouettes, un héron, une aigrette... Euh, des mouettes ou des goélands ? Dis maman, le goéland, c'est le papa de la mouette ? Et le moineau, c'est le bébé du pigeon ?

Nous sommes au centre du sujet, comment naissent les espèces et comment les reconnaître. En d'autres termes qu'est ce qu'une espèce ?

Le paradoxe, c'est que l'on nomme ce que l'on connaît et que l'on connaît ce que l'on nomme.

Qui de l'œuf, de la poule...

Alors comment reconnaître une espèce ?

En la définissant !

Le nouveau paradoxe est que pour définir une espèce, il faut savoir la reconnaître.

Qui de la poule, de l'œuf...

## Reconnaître

Reconnaître une espèce n'est pas chose aisée. Il faut à la fois jongler sur les ressemblances et les dissemblances. Ce qui est pareil, et ce qui ne l'est pas. Trouver les sept erreurs entre deux dessins. Déterminer l'origine de ces différences.

Et l'on touche au cœur même de ce qu'est l'évolution. L'évolution peut se définir comme un changement dans la structure et la fonction d'un organisme au cours des générations. Si l'on considère ce changement au cours de la vie d'un organisme, alors on s'intéresse à l'ontogénie d'un organisme, de l'œuf à la poule ! Le changement étudié au cours des générations réfère à la transmission héréditaire des caractères. L'évolution naît de la variabilité génétique transmise au cours du temps.

Il est vrai que le terme évolution revêt de multiples usages. Dérivé du terme latin *evolutio*, « déroulement », par définition, il réfère à une transformation graduelle et continue, l'évolution des mœurs, l'évolution

d'une maladie, l'évolution du CAC 40, l'évolution démographique... ou encore, réfère à un art militaire, un ensemble de mouvements ordonnés exécutés par une troupe, dans une formation précise, fixée d'avance.

Et l'évolution biologique (puisqu'il nous faut préciser notre discipline d'étude), se démarque-t-elle des autres définitions littéraires ? Fait-elle référence à une transformation progressive et continue des êtres vivants ? Prévisible ? Avec comme dessein ultime l'homme ?

Il suffit de poser cette question aux étudiants de première année universitaire pour hélas constater que la chaîne des êtres d'Aristote est manifestement toujours bien ancrée dans notre (in ?) conscient collectif, et que l'arche de Noé n'est pas loin !

Et si, ce qui était lent et progressif était notre perception, notre compréhension de l'évolution, notre technologie d'analyse ?

Alors l'homme un cas d'espèce ou une espèce de cas ? En tout cas, une espèce parmi des millions d'autres..., nommée comme chacun sait *Homo sapiens*. Le premier terme *Homo*, dont la première lettre est en majuscule se réfère au genre, le second en minuscules se réfère à l'espèce, le tout étant écrit en italique car emprunté au latin. Cette nomenclature dite binominale a été généralisée par Linné dans la dixième édition de son ouvrage *Systema Naturae* en 1758.

Revenons à notre jeu des sept différences. Si l'on soumet à un auditoire de scientifiques européens, le portrait de cinq de leurs éminents confrères des siècles passés, nombre d'entre eux pourront distinguer Buffon de Darwin, Platon d'Aristote ou encore Euclide de Pythagore, s'ils sont, un tant soit peu, évolutionnistes, philosophes ou mathématiciens. Si l'on refait le test avec des portraits de joueuses de l'équipe russe de basket-ball (médaillée de bronze aux jeux olympiques de 2008), à moins d'être *aficionado*, la différenciation entre ces visages sera un exercice plus difficile. Prenons maintenant deux photographies de bactéries poussant sur un milieu gélosé et proposons l'exercice de reconnaissance à une assemblée de microbiologistes. Là, l'exercice sera impossible ! Et pourtant, dans le premier exemple, il s'agissait pour les membres d'une société savante de différencier des hommes parmi des hommes alors que dans le dernier exemple, il s'agissait de distinguer des bactéries entre lesquelles il y a, le plus souvent, bien plus de différences métaboliques qu'entre une mouche et l'homme.

Au travers de ces exemples, on voit que lorsque l'on veut différencier deux organismes, on se heurte à deux difficultés, la surestimation de la différence et sa sous-estimation. Le premier cas reflète l'étendue de la variabilité existant à l'intérieur d'une espèce, la variabilité intraspécifique.

Le second révèle l'existence d'espèces morphologiquement similaires. Que de différences entre un Chihuahua et un Chow chow qui cependant appartiennent à la même espèce *Canis lupus*, ou encore entre le mâle et la femelle du coléoptère Lucane cerf-volant (*Lucanus cervus*) alors que les différences sont quasi inexistantes entre les espèces jumelles de drosophiles, *Drosophila persimilis* et *D. pseudoobscura* ! Dans notre exemple sur le chien, la main de l'homme est passée par là, sélectionnant au cours des générations des variants morphologiques selon ses besoins de chien de chasse, de garde ou encore de salon. On connaît par ailleurs des exemples historiques de papillons dont les mâles et les femelles qui présentaient un grand dimorphisme sexuel avaient été décrits sous deux noms différents d'espèce.

L'exemple portant sur les drosophiles illustre le fait que la ressemblance entre espèces peut être le résultat d'une évolution mosaïque entre espèces très apparentées, tous les caractères n'évoluant pas en même temps. Ainsi, la morphologie reste inchangée, mais d'autres caractères, comportementaux, physiologiques, biochimiques, ou génétiques sont différents. Lorsqu'il s'agit de plusieurs espèces très semblables morphologiquement, on parle de complexe d'espèces. La ressemblance entre deux espèces non apparentées peut résulter d'une convergence<sup>1</sup> évolutive et refléter une adaptation à un environnement donné. Citons le cas des papillons *Danaus plexippus* et son mime *Limenitis archippus*.

Bon, cela ne nous aide pas à résoudre notre affaire !

Comment distinguer une espèce d'une autre. Comment établir les différences et les ressemblances entre deux individus.

Comparons un éléphant et une souris. On trouvera sans trop de difficultés des différences. Comparons un hérisson et un renard. La présence de poils et d'un long museau comptent parmi leurs ressemblances. Prenons deux lapins et attendons. Pour peu qu'ils soient de sexes opposés, nous obtiendrons au bout d'un mois, près d'une dizaine de lapereaux. En ce qui concerne nos deux autres couples d'individus, dans les mêmes circonstances (sexes opposés) il ne se passera probablement pas grand-chose, les éléris ou les hérinards n'étant pas très communs bien que l'on connaisse les « elephant shrews », des musaraignes ayant un appendice nasal très développé et que, selon Stephen Jay Gould (2005), l'union entre un renard et un hérisson donnerait naissance « à cette chose ô combien splendide faite d'amour et de curiosité, de créativité et de connaissance ».

1. La ressemblance due à une parenté, héritée d'un ancêtre commun, est définie comme étant une homologie. La ressemblance non héritée d'un ancêtre commun, comme une convergence, est définie comme étant une homoplasie.

## Définir

Revenons à notre *Oryctolagus cuniculus*, notre lapin, qu'il soit blanc ou noir, courant ou non après le temps une montre à la main. La définition biologique de l'espèce telle que proposée par Mayr en 1942, postule que les espèces sont des groupes de populations naturelles réellement ou potentiellement capables de se croiser. Ici le critère pris en considération est l'interfécondité.

Nous tenons là une définition de l'espèce, déjà entrevue par Buffon (1753) dans son *Histoire naturelle* : « Le barbet et le lévrier ne font qu'une espèce puisqu'ils produisent ensemble des individus qui peuvent eux-mêmes en produire d'autres, au lieu que le cheval et l'âne sont certainement de différentes espèces puisqu'ils ne produisent entre eux que des individus viciés et inféconds ».

Rappelons que la recherche d'une définition de l'espèce ne date pas d'hier et remonte au moins au IV<sup>e</sup> siècle avant notre ère avec Aristote qui dans sa classification des animaux utilisait le mot *eidos* pour désigner une unité élémentaire. Ce terme philosophique grec qui signifie « apparence » a été traduit en latin par le terme *species* d'où dérive le mot français « espèce ». Cependant, au cours du temps, ce terme perd son sens biologique et en acquiert d'autres. John Ray en 1686 redonne une acception moderne et biologique à ce terme.

La définition biologique de l'espèce telle que l'a formulée Mayr est difficile à mettre en pratique. Quid des organismes à reproduction clonale ou monoparentale, des organismes fossiles ? Comment tester cette définition biologique pour deux populations géographiquement isolées ?

Sur ce dernier point, on peut tester en conditions expérimentales le concept biologique de l'espèce. On utilise alors le critère d'interstérilité et non le critère d'interfécondité, deux espèces différentes pouvant être, dans certains cas, parfaitement interfertiles en conditions expérimentales en absence de choix de partenaires sexuels. C'est, par exemple, le cas des drosophiles hawaïennes *D. heteroneura* et *D. silvestris* (Kaneshiro 1990). En effet, les croisements expérimentaux ne testent que la mise en place de la barrière prévenant la formation d'un zygote viable ou fertile ou barrière postzygotique. Cette barrière d'isolement fait totalement défaut chez nos deux espèces de drosophiles, l'intégrité de ces deux espèces ne reposant en milieu naturel que sur une barrière prévenant la rencontre des partenaires sexuels. Cette barrière fait partie des mécanismes d'isolement dits prézygotiques (voir *infra*, p. 63).

Ces deux espèces présentent une similitude morphologique, chromosomique et biochimique et exploitent la même plante hôte comme gîte larvaire. Cependant, elles présentent une différence majeure dans la forme de la tête résultant d'une sélection sexuelle intraspécifique entre mâles. Très territoriaux, les mâles réalisent des joutes frontales avec les mâles pénétrant sur leur territoire.

Certains auteurs reprochent à la définition biologique de l'espèce de donner des indications sur le maintien du statut de l'espèce mais de ne pas donner une définition de ce statut.

Paterson dans les années 1980 introduit le critère de reconnaissance des partenaires sexuels. Ce concept nommé « concept de l'espèce par reconnaissance » (Paterson 1985) s'oppose, par sa formulation, au concept de Mayr renommé par Paterson « concept de l'espèce par isolement ». Ce concept met l'accent sur les mécanismes préservant le maintien de l'intégrité de l'espèce et s'appuie sur les facteurs permettant aux individus d'une même espèce de se reconnaître et de se reproduire, plutôt que sur les mécanismes d'isolement conduisant à l'arrêt des échanges géniques. L'espèce est alors définie de « l'intérieur » et non pas par référence aux individus qui lui sont extérieurs. Ce concept souffre néanmoins des mêmes difficultés d'application rencontrées pour le concept biologique de l'espèce.

Le concept de l'espèce écologique, proposé par Van Valen (1976) et qui s'inspire de la définition de Simpson (1961), met en avant les mécanismes de la sélection naturelle dans le maintien des espèces.

Le concept de l'espèce cohésive, introduit par Templeton en 1989, définit l'espèce en termes de cohésion génétique et phénotypique. Si rien ne s'oppose à un échange génétique entre populations locales et si ces échanges n'entraînent aucune modification de leurs niches écologiques alors ces populations sont dites cohésives, elles appartiennent à la même espèce.

Le concept de l'espèce phylogénétique repose sur l'utilisation d'un ensemble de caractères morphologiques et/ou génétiques. Ce concept a été développé par l'entomologiste allemand Hennig (1966) qui a proposé une méthode d'organisation du vivant à partir d'arbres évolutifs phylogénétiques. Ce concept a été redéfini par Cracraft (1983) qui considère que l'espèce est un groupe indivisible et que les différents groupes sont liés par des états dérivés de caractères partagés (synapomorphies), une espèce est un groupe d'individus partageant une relation d'ascendance et de descendance. L'avantage principal de ce concept est qu'il est applicable à tout type d'organisme sexué ou asexué. Cependant,

ce concept possède également des limites. Quels caractères doit-on utiliser ? Comment établir la monophylie<sup>2</sup> ?

En 2003, différents auteurs prônent l'utilisation d'une petite séquence d'ADN standardisée localisée sur le génome mitochondrial afin d'identifier de façon fiable et rapide certaines espèces animales (Hebert *et al.* 2003a, b ; Tautz *et al.* 2003). Pourquoi le choix d'une séquence sur le génome mitochondrial ? Ce génome est présent en un très grand nombre de copies dans les cellules, il est de petite taille donc moins fragile que le génome nucléaire et, chez les animaux, il présente une vitesse d'évolution plus importante que les gènes nucléaires. Mais quel gène utiliser du génome mitochondrial ? Plusieurs gènes peuvent être candidats, mais la séquence du gène codant la première sous-unité de la cytochrome c oxydase<sup>3</sup> (COI) remporte le plus de suffrages du fait de sa faible variabilité intraspécifique. Cette approche d'étiquetage moléculaire des espèces, à l'instar de nos boîtes de conserves, a reçu le nom de « barcodage » en utilisant la séquence COI comme « barcode » et a donné naissance au consortium du « *Barcode of Life database* ». Notons que même si la séquence COI permet l'identification des espèces dans près de 95 % des cas, le plus souvent plusieurs séquences d'ADN sont utilisées (dont la séquence du gène du *cytochrome b*) pour ce barcodage afin d'augmenter la fiabilité de la détermination moléculaire. Cette approche utilisant plusieurs séquences ou locus est nommée « Multilocus DNA barcode » (figure 1).

L'utilisation du COI barcode permet la découverte d'espèces cryptiques. Ainsi, citons, par exemple, une étude conduite au Costa Rica qui a permis la discrimination de 13 nouvelles espèces de lépidoptères (Hajibabaei *et al.* 2006). Cependant, la présence de pseudogènes mitochondriaux nucléaires, c'est-à-dire de copies de gènes mitochondriaux intégrés au génome nucléaire et non fonctionnels, qui pourrait conduire à une surestimation du nombre d'espèces cryptiques, nécessite l'utilisation de protocoles expérimentaux particuliers (Song *et al.* 2008).

Plus récemment, cette approche de barcodage a été étendue aux algues (Saunders 2005), puis aux plantes terrestres après des développements méthodologiques (Chase *et al.* 2005). En effet, du fait que le génome mitochondrial des plantes est moins variable que celui des animaux, l'utilisation conjointe de deux séquences plastidiques (*rbcL* et *matK*)

2. En systématique phylogénétique, un groupe monophylétique ou clade est un groupe constitué d'un ancêtre (hypothétique) et de tous ses descendants.

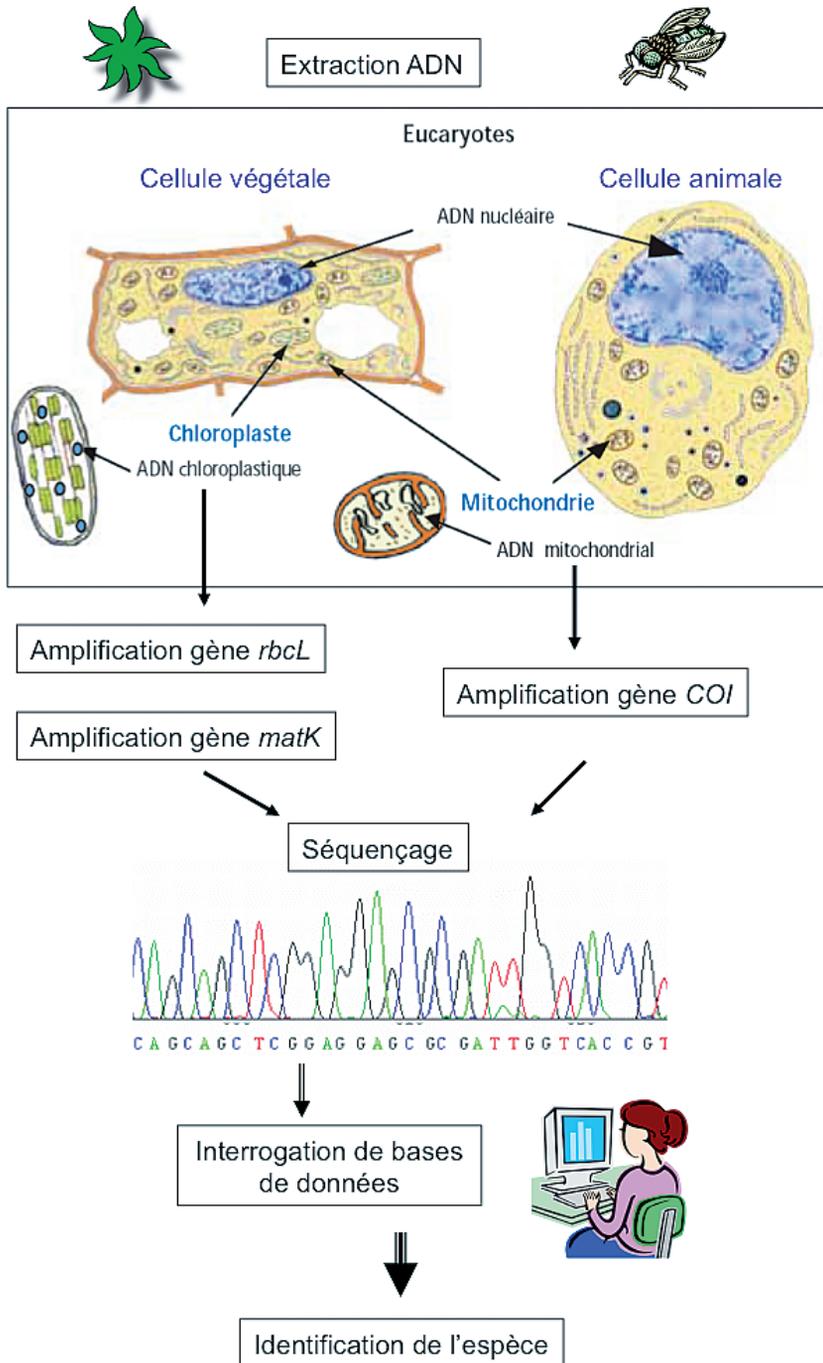
3. La cytochrome c oxydase est une enzyme de la chaîne respiratoire mitochondriale qui permet à celle-ci d'utiliser le dioxygène.

ayant une vitesse d'évolution différente, est recommandée (CBOL Plant Working Group 2009). Afin d'améliorer la résolution moléculaire spécifique, qui est souvent inférieure à 70 % avec ces deux séquences, d'autres gènes comme la séquence d'espaceur intergénique non codante *trnH-psbA*, sont utilisés (Hollingsworth *et al.* 2011). Ainsi, par exemple, Lahaye *et al.* (2008), en utilisant la séquence *matK*, décrivent de nouvelles espèces d'orchidées méso-américaines et montrent l'intérêt du barcode pour l'identification d'espèces listées par la convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (Convention on International Trade of Endangered Species [CITES]).

Cependant, différents facteurs, comme l'hybridation, la polyploïdie, une radiation récente et rapide, un faible taux de mutation ou de dispersion, ou encore une reproduction s'écartant du mode biparental, peuvent être responsables d'une mauvaise identification au niveau spécifique et souvent, seuls des groupes d'espèces sont identifiés (Cowan *et al.* 2005, Hollingsworth *et al.* 2011).

Certains auteurs proposent d'utiliser des seuils de distances génétiques pour définir les espèces. Récemment, différentes approches de délimitation d'espèces moléculaires ont été développées (Pons *et al.* 2006; Monaghan *et al.* 2009). Ces approches utilisent la topologie d'arbres phylogénétiques générés avec un modèle de maximum de vraisemblance. L'objectif est de différencier de façon statistique la fracture dans les patrons des branches de l'arbre entre les branches intraspécifiques de faibles longueurs (en termes de pas évolutifs) et celles interspécifiques plus longues. L'utilisation de ce type de méthode a, par exemple, permis de montrer chez certains champignons que les approches phylogénétiques classiques sous-estimaient le nombre d'espèces présentes (Gazis *et al.* 2011). Notons également que le développement récent des méthodes probabilistes (méthodes bayésiennes) permet des inférences phylogénétiques (arbres d'espèces) ou généalogiques (arbres de gènes) robustes et fiables

Et chez les bactéries, me direz-vous, comment définit-on actuellement une espèce? Vaste sujet pour ces organismes à reproduction clonale où le critère biologique de l'espèce n'est pas applicable. Les microbiologistes, qui ont depuis longtemps abandonné le critère phénotypique – toutes les bactéries se ressemblant ou presque et une infime fraction de la biodiversité bactérienne étant cultivable sur milieu de culture –, utilisent le critère moléculaire, notamment les séquences d'ADN ribosomiaux 16S (Roose-Amsaleg *et al.* 2001). Cependant, l'ère de la génomique



**Figure 1 :**  
**La procédure du barcodage**

Après extraction de l'ADN des spécimens à étudier, amplification et séquençage des gènes adéquats, les séquences obtenues sont comparées à celles déjà répertoriées dans des banques de données.



révolutionne actuellement la définition de l'espèce chez les procaryotes *via* des analyses comparatives de séquençage de génomes (Konstantinidis & Tiedje 2005, Richter & Rossello 2009). De plus, l'étude simultanée des génomes bactériens présents dans un échantillon de sol ou de sédiment (Riesenfeld *et al.* 2004) est désormais possible, on réalise alors des études dites métagénomiques et la phylogénomique permet la construction de « super » arbres phylogénétiques reposant sur l'analyse de plusieurs centaines de gènes pour des dizaines de taxons (Delsuc *et al.* 2005).

On peut cependant s'interroger sur la validité des espèces ainsi définies, car non seulement les bactéries présentent une reproduction asexuée, clonale, mais elles sont aussi capables d'acquérir des gènes étrangers provenant d'autres organismes, pas nécessairement bactériens. Ces transferts de gènes d'un organisme à l'autre, qualifiés de transferts horizontaux, car ne faisant pas intervenir la reproduction sexuée, pourraient être un frein à la délimitation des espèces bactériennes. Néanmoins, Ochman *et al.* (2005) envisagent plutôt ces transferts horizontaux comme des promoteurs de la diversité et du maintien des espèces bactériennes.

Alors va-t-on vers une définition exclusivement moléculaire de l'espèce ? Finie la taxinomie classique ? On peut imaginer que dans quelques années, il suffira de prendre un prélèvement biologique (une patte d'insecte, un poil de mammifère, une feuille...), de l'introduire dans une machine et lire, quelques minutes plus tard, le nom du spécimen. Plus fort que les « Experts » qui en quelques minutes trouvent le nom de l'assassin à partir de traces d'ADN ! Sauf que... pour alimenter les bases de données en noms biologiques, il faudra toujours d'éminents spécialistes de la taxinomie. Les lettres de noblesse et le devenir du barcodage dépendent de la renaissance de la taxinomie (Miller 2007).

L'opposition morphologie *versus* molécules, qui a un temps alimenté des débats entre systématiciens et biologistes moléculaires n'est plus à l'ordre du jour. Aujourd'hui, différents champs disciplinaires de la biologie s'efforcent d'éclaircir la notion d'espèce. De nombreux travaux reposent sur des approches intégratives dans un va-et-vient morphologique et moléculaire, l'un éclairant l'autre, et alliant des données écologiques.

Par exemple, citons l'étude de Smith *et al.* (2008), conduite dans une forêt du Costa Rica consistant dans l'analyse de 2 597 guêpes parasitoïdes<sup>4</sup> braconides et leurs chenilles hôtes et combinant des données de barcodage, de délimitation phylogénétique d'espèces, ainsi que des données

4. Guêpes parasitoïdes : les femelles de ces petites guêpes pondent leurs œufs dans des chenilles hôtes ; les larves qui sortent des œufs se nourrissent des tissus de l'hôte et finissent par le tuer.

morphologiques et écologiques. Les analyses morphologiques ont ainsi révélé 171 espèces putatives de parasitoïdes et le barcodage 142 de plus. De plus, l'analyse combinée des données montre une très grande relation hôte spécifique, 90 % des guêpes n'attaquant qu'une ou deux espèces hôtes. Cette spécificité avait été sous-estimée pour *Apanteles leucostigmus* pour laquelle 32 espèces hôtes étaient décrites. Le barcodage révèle que sous ce nom d'espèce, se cache un complexe de 36 espèces de parasitoïdes, chacune d'entre elles n'attaquant qu'une ou plusieurs espèces de chenilles très affines.

Deux autres exemples, pris chez les vertébrés, montrent que ces approches intégratives peuvent être d'un grand intérêt dans des perspectives de biologie de la conservation. Ainsi, à Madagascar, une étude combinant des données morphologiques, bioacoustiques et moléculaires montre une sous-évaluation de la biodiversité amphibienne (Vieites *et al.* 2009). Dans leur revue, Ceballos et Ehrlich (2009) recensent 408 nouvelles espèces de mammifères nouvellement décrites depuis 1993 dont 60 % d'espèces cryptiques et 18 nouveaux genres parmi lesquels un genre de bovidé (*Pseudoryx*), de rongeur (*Cuscomys*), de chauve-souris (*Xeronycteris*), et de primate (*Rungwecebus*). De plus, un représentant d'une famille de rongeurs, les Diatomyidae, que l'on croyait éteinte depuis 11 millions d'années a été recensé.

En cherchant une définition de l'espèce, nous avons glissé de l'inventaire au classement et de l'espèce aux populations, mêlant phylogénie (recherche de la parenté entre espèces) et phylogéographie (recherche de la parenté entre populations).

Historiquement l'homme a classé ce qu'il inventoriait, avec le développement de nouvelles méthodes probabilistes, nous utilisons le classement pour faire l'inventaire ! (À propos de ce mot, inventories, faire un inventaire, on trouve sur la même déclinaison inventeur. C'est le nom donné, au découvreur d'une nouvelle espèce comme au découvreur d'un trésor). La définition de l'espèce, à l'évidence, passe par l'étude de la variabilité intraspécifique et c'est de cette variabilité que naissent les espèces.

## Naître

Comment se forment les espèces, en d'autres termes qu'est-ce que la spéciation ? Est-ce un processus lent ou rapide ?

Pour tenter de répondre à ces questions, nous devons au préalable expliciter la notion de population. On peut considérer qu'une population est l'ensemble des individus d'une même espèce vivant dans une zone

géographique ayant la même probabilité d'échanger des gènes. Cette unité forme une unité locale de croisement. La notion de population intègre une dimension spatiale. L'espace géographique occupé par une population va dépendre, d'une part, des caractéristiques biologiques de l'espèce, comme sa vagilité (capacité de déplacement) ou son organisation spatiale (agrégation, structure sociale) et, d'autre part, des caractéristiques du milieu notamment sa fragmentation. La répartition en populations distinctes bien délimitées est évidente pour certains organismes à faible capacité de déplacement ou vivant sur des espaces fermés, comme, par exemple, des îlots continentaux ou océaniques. Cependant, la limite de certaines populations n'est pas toujours facile.

Selon leur aire de distribution, on distingue des populations sympatriques – si elles partagent la même aire de distribution –, des populations allopatriques – si elles occupent des aires de distribution différentes – et des populations parapatriques – si leurs aires de distribution sont côte à côte. Une population située en périphérie d'une autre est dite péripatrique.

Différentes forces évolutives peuvent s'exercer sur les populations et faire varier les fréquences des allèles dans les populations. Si l'on considère tous les individus d'une population, nous avons un « pool » d'allèles. Par exemple, pour le système des groupes sanguins, il existe trois allèles dans les populations humaines (A, B, O), et chaque individu porte deux allèles qui peuvent être identiques ou différents<sup>5</sup>.

Les forces évolutives sont au nombre de quatre : mutation, sélection, dérive génétique, migration. Les mutations sont à l'origine de la variabilité. La sélection et/ou la dérive génétique vont faire le « tri » parmi cette variabilité et accentuer la différenciation génétique entre les populations. La sélection naturelle se mesure en valeur sélective ou adaptative et reflète le nombre de descendants laissés par un génotype (ou phénotype) comparé au nombre moyen de descendants d'une population. Plus un caractère confère un avantage, plus l'individu qui le porte laissera de descendants à la génération suivante et de ce fait la fréquence de ce caractère va augmenter dans les populations au cours des générations. La sélection naturelle constitue la force évolutive la mieux documentée depuis sa promotion et généralisation par Darwin en 1859. Cependant, tout n'est pas adaptatif et loin s'en faut. Le hasard a une part belle dans l'évolution. Au niveau des populations, les allèles sont en majorité neutres, c'est-à-dire ne confèrent ni avantage, ni désavantage

---

5. Chez un organisme diploïde, il existe deux allèles par gène ou séquence d'ADN encore nommée locus. Si ces deux allèles sont identiques, l'individu est homozygote au locus considéré. Si ces deux allèles sont différents, l'individu est hétérozygote au locus considéré.

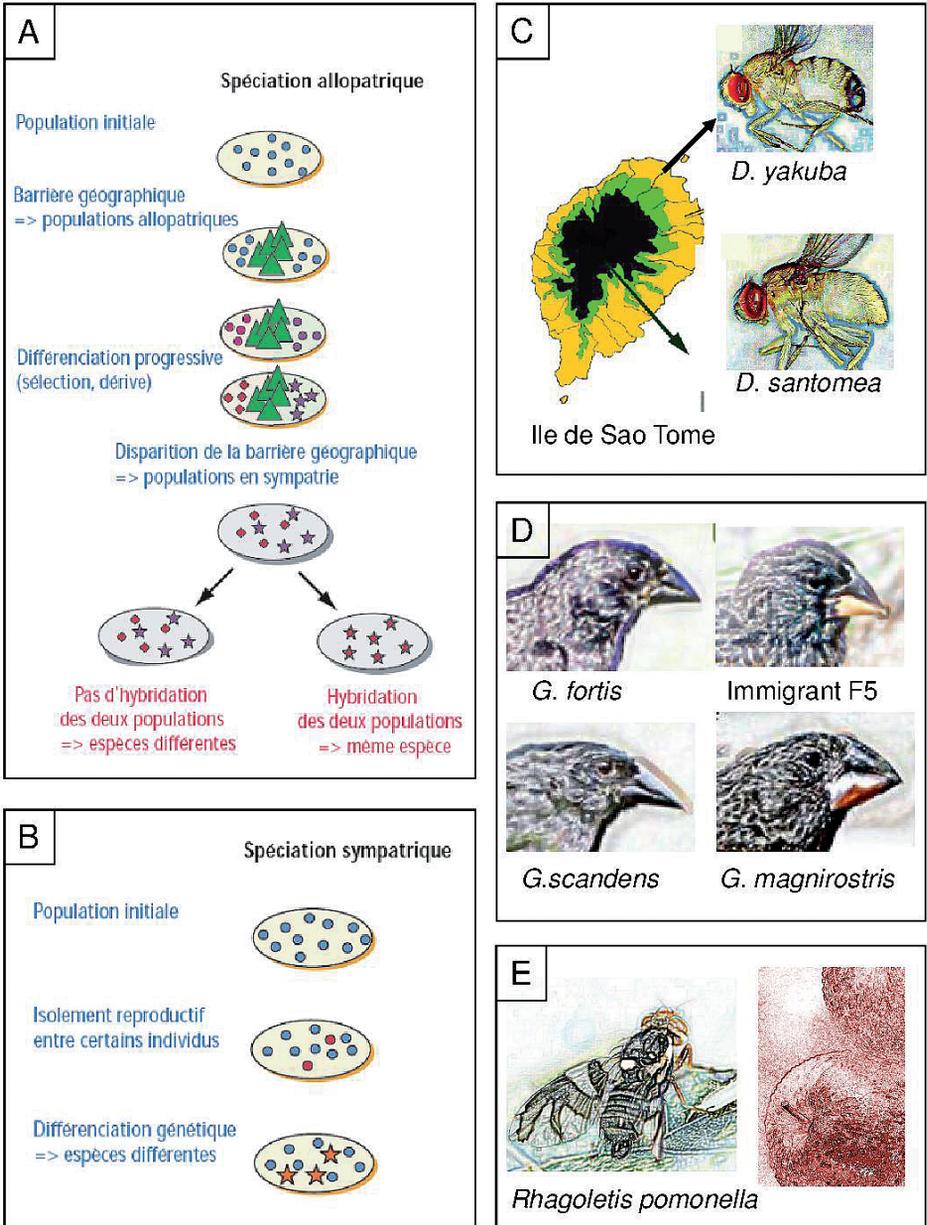
aux individus qui les portent ; en d'autres termes ils sont sélectivement neutres. Il en résulte une perte ou une fixation aléatoire des allèles dans les populations correspondant à une dérive génétique. Ce concept a été développé par Moto Kimura en 1968 dans la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire pour rendre compte de la grande variabilité génétique existant au sein des populations. L'effet de cette force évolutive est plus difficile à montrer mais s'exerce seule ou combinée à la sélection. Particulièrement, plus l'effectif de la population est petit, plus l'effet de la dérive génétique est grand, plus la composition allélique de la descendance s'éloigne de la composition allélique parentale. Un exemple patent est celui du tirage aléatoire des gamètes à chaque génération. Certains allèles seront représentés dans la nouvelle génération, d'autres pas et ce de façon aléatoire. La migration, elle, s'oppose à la différenciation des populations par le maintien de flux géniques, les croisements entre individus entretiennent le brassage des gènes<sup>6</sup>.

Pour que la spéciation s'opère, il faut justement un arrêt de brassage génétique entre populations, la mise en place de barrières reproductives. Ces barrières ou mécanismes d'isolement reproductif peuvent être classés selon deux types comme nous l'avons vu précédemment. Les mécanismes d'isolement prézygotiques préviennent la formation d'hybrides entre espèces. Par exemple, les partenaires sexuels ne se « reconnaissent » pas du fait de parades sexuelles différentes, ou bien ils ne se rencontrent pas du fait d'un décalage temporel de leur maturité sexuelle. Les mécanismes d'isolement postzygotiques réduisent la viabilité ou la fertilité des hybrides. Les mécanismes prézygotiques qui interviennent avant la fécondation sont les plus efficaces en termes de coût d'énergie car ils évitent la production d'hybrides non viables ou stériles.

Le mécanisme de spéciation le plus évident à étudier est celui de la spéciation allopatrique (figure 2A). Dans ce mécanisme de spéciation, la mise en place d'une barrière géographique isolant les populations est le prélude à leur différenciation génétique. Ainsi, une population peut être scindée en deux sous-ensembles, voire plus, d'effectif important, du fait d'un facteur environnemental (naturel ou anthropique) : apparition d'un glacier, d'un bras de mer, d'une rivière, d'une route... Cette barrière géographique s'oppose à tout échange génique entre les deux populations. Les deux populations sont alors en situation d'allopatrie. Au cours du temps, ces populations sont soumises à la sélection et à la dérive génétique.

---

6. Pour les différents points abordés dans ce paragraphe, voir l'article d'Alex Clamens, p.17.



**Figure 2 : Les modes de spéciation**

- A. Spéciation allopatrique (modifié d'après Harry 2008) ;
- B. Spéciation sympatrique (modifié d'après Harry 2008) ;
- C. Spéciation péripatrique (modifié d'après Lachaise *et al.* 2000), *Drosophila yakuba* s'observe en basse altitude sur l'île de Sao Tomé et *D. santomea* en haute altitude ;
- D. Spéciation des Pinsons de Darwin avec isolement reproductif de la lignée d'immigrant hybride *G. fortis* x *G. scandens* (d'après Grant & Grant 2009) ;
- E. Spéciation sympatrique chez *Rhagoletis pomonella* (d'après Kelleher & Barbash 2010).



Pour tester si ces populations se sont différenciées en deux espèces à part entière, il faut que les deux populations soient de nouveau en sympatrie ; la barrière géographique doit être naturellement levée. Nous testons ici la définition biologique de l'espèce. Deux situations sont possibles.

Soit la divergence entre les deux populations est telle qu'il existe une interstérilité partielle ou totale : la spéciation a eu lieu ; les deux populations ont chacune alors le rang d'espèce. Dans ce type de spéciation, l'isolement géographique est remplacé par un isolement reproductif.

Soit la différenciation entre les deux populations est insuffisante pour empêcher leur hybridation ; les deux populations s'homogénéisent par brassage génétique, il n'y a qu'une seule espèce. On parle alors d'introgession.

La spéciation péripatrique est une variante de la spéciation allopatrique par effet de fondation. Dans ce cas, la population initiale ne se scinde pas en deux ensembles équivalents mais un petit nombre d'individus est isolé de la population initiale. Au sein de cette population d'effectif réduit, la différenciation génétique avec la population initiale s'accroît du fait de la dérive génétique. L'effet de fondation est un mécanisme de spéciation qui semble plus rapide que celui de la spéciation allopatrique.

L'histoire évolutive de la nouvelle espèce de drosophile que nous avons découverte en avril 1998 dans la forêt de montagne de l'île de Sao Tomé dans le golfe de Guinée, au large des côtes du Gabon et du Cameroun, *Drosophila santomea* nous donne un exemple de spéciation péripatrique (figure 2C). Cette espèce endémique des forêts de brouillard se rencontre à partir de 1 200 mètres jusqu'au sommet de l'île (2 024 mètres) et est absente des altitudes basses cultivées où l'on trouve, en revanche, son espèce sœur *D. yakuba* (Lachaise *et al.* 2000).

Le mode de spéciation sympatrique décrit la formation de deux espèces au sein d'une même population, c'est-à-dire sur la même aire de distribution géographique (figure 2B).

L'exemple des mouches Téphritidés du genre *Rhagoletis* est classiquement cité pour illustrer ce mode de spéciation (figure 2E). Ces mouches se développent sur l'aubépine. Cependant, il y a environ 150 ans aux États-Unis, un changement d'hôte a été constaté à la faveur du développement de vergers de pommiers. L'isolement reproductif constaté entre les populations se développant sur l'aubépine et sur les pommes s'explique par deux traits écologiques. Les adultes issus des larves qui se sont développées sur un hôte ont tendance à revenir sur ce même type d'hôte pour se reproduire du fait de la reconnaissance de composés volatils émis

par les plantes hôtes. De plus, les deux plantes hôtes ne fructifiant pas en même temps, les cycles biologiques des deux populations de mouches diffèrent de par leur temps de diapause à l'état de pupes. Les individus issus des pommes se reproduisent alors sur les pommes et les individus issus des fruits de l'aubépine, sur l'aubépine, créant deux sous-espèces ou races<sup>7</sup>. Ces deux traits adaptatifs sont respectivement impliqués dans un isolement pré et post-zygotique. Dans ce modèle, il est maintenant clairement établi que les différences conférant une divergence dans la diapause pupale sont localisées dans des régions chromosomiques montrant un polymorphisme d'inversion, c'est-à-dire que chez certains individus, des fragments de chromosomes sont inversés. Cependant, des données moléculaires ont démontré que ces inversions permettant l'adaptation des populations, ne sont pas à l'origine de l'isolement reproductif car elles existaient bien avant la différenciation des deux races (Michel *et al.* 2010). Dans cet exemple, l'évolution de l'isolement reproductif entre populations est due à l'action d'une sélection naturelle d'origine écologique d'où le terme de spéciation écologique donné à ce type de mécanisme. Du fait d'une variabilité déjà existante et de la possibilité de fréquences alléliques élevées, ce type de spéciation est potentiellement plus rapide que dans le cas où la divergence entre populations dépend de l'acquisition de nouvelles mutations. Ce mécanisme explique aussi les cas parallèles d'évolution de l'isolement reproductif, les mêmes allèles pouvant être sélectionnés de façon récurrente lors d'événements de spéciation réitérés.

Le terme de spéciation stasipatrique a été proposé par White et ses collaborateurs (White *et al.* 1967) pour expliquer la spéciation sympatrique d'orthoptères acridiens Morabinés d'Australie, du genre *Vandiemenna*. Ce mode de spéciation implique des remaniements portant sur des translocations ou des fusions chromosomiques à l'origine de l'isolement reproductif sympatrique. Cependant, ce mécanisme de spéciation a été contesté dès son origine, et a été définitivement enterré par les travaux de Kawakami *et al.* (2009) en ce qui concerne les espèces du complexe *Vandiemenna viatica*. Utilisant des données caryotypiques et moléculaires, les auteurs ont montré une fragmentation allopatrique chez *Vandiemenna*, ainsi qu'une corrélation entre les ruptures phylogénétiques et les barrières géographiques mais pas avec les données caryotypiques.

Ce mode de spéciation est également invoqué dans la formation de races caryotypiques observées notamment chez des rongeurs dont la souris

---

7. Le terme de race est utilisé pour désigner des entités taxinomiques qui divergent par un caractère fixé dans les populations. Le terme de variété est utilisé en biologie végétale.

*Mus musculus*. Cependant, cette hypothèse de spéciation sympatrique est souvent difficile à tester car il n'existe pas de divergence moléculaire entre ces races ce qui exclut la reconstruction d'arbres phylogénétiques qui permettraient de tester une hypothèse de spéciation allopatrique. Un mode de spéciation plus complexe mêlant spéciation sympatrique et introgressions semble plus probable (Castiglia *et al.* 2011).

Un autre mécanisme peut être à l'origine de la différenciation de nouvelles espèces en conditions sympatriques. Ainsi la ploïdisation par doublement un certain nombre de fois du lot chromosomique peut-il conduire à la différenciation de nouvelles espèces notamment chez les plantes, mais pas seulement. Ainsi, chez la paramécie, *Paramecium tetraurelia*, trois événements de duplication génomique ont été mis en évidence et le dernier a conduit à la formation de 15 espèces jumelles (Aury *et al.* 2006). La différenciation de ces espèces résulterait de pertes géniques différentes au sein de populations isolées conduisant à leur impossibilité de croisement. Avec cet exemple, nous voyons que le processus de spéciation peut conduire à la différenciation simultanée (ou quasi) de plusieurs espèces et ne conduit pas inexorablement d'une espèce vers deux nouvelles espèces, par cladogenèse, ou progressivement d'une espèce en une autre, par anagenèse.

Chez les plantes, la polyploïdisation peut suivre un événement d'hybridation, c'est-à-dire le croisement entre deux espèces différentes, et permettre la formation d'une troisième par restauration du bon déroulement des divisions cellulaires. C'est le cas, par exemple, chez les poacées cultivées comme le riz, le maïs, le blé, ou sauvages comme les spartines, plantes typiques des vasières côtières<sup>8</sup>. Un exemple illustre de l'obtention de polyploïdes est celui des travaux de G. Karpechenko en 1928 qui cherchait à obtenir une plante hybride associant les particularités intéressantes de deux plantes, le chou (*Brassica oleracea*) pour ses feuilles et le radis (*Raphanus sativus*) pour ses racines. Du croisement entre ces deux plantes, une descendance hybride viable a été obtenue à la première génération mais s'avéra dans un premier temps stérile. Cependant, quelques graines furent un jour produites donnant une nouvelle plante fertile, dénommée *Raphanobrassica*, mais présentant, malheureusement, des feuilles de radis et des racines de choux !

Le mécanisme de spéciation par hybridation sans changement du degré de ploïdie est rare et a été longtemps controversé. Chez les plantes, une vingtaine d'espèces dérivent de ce mode de spéciation.

8. Pour une présentation détaillée de l'exemple des spartines, voir l'article de Malika Ainouche, p. 103.

Chez les animaux, ce mode de spéciation pourrait être plus important qu'imaginé jusqu'alors comme l'atteste le nombre croissant de données depuis une dizaine d'années (Mallet 2007). En effet, la mise en évidence de ce type de mécanisme de spéciation nécessite des études de génomique comparative. L'essor de ces nouvelles techniques a dès lors permis d'attester ce type de spéciation non seulement chez des insectes, où ce mécanisme est suspecté depuis longtemps comme chez le lépidoptère du genre *Heliconius* (Salazar *et al.* 2010), mais également chez des mammifères, telles les chauves-souris du genre *Artibeus* (Larsen *et al.* 2010).

Chez les très célèbres Pinsons des Galápagos étudiés par Darwin en 1835 lors de son voyage sur le *Beagle*, Grant et Grant (2009) ont démontré un mécanisme complexe de mise en place d'isolement reproductif (figure 2D). L'histoire commence avec l'arrivée sur l'île de Daphne Major en 1981 d'un mâle *Geospiza fortis* montrant un certain degré d'hybridation avec l'espèce *Geospiza scandens*, et présentant un bec de grande taille et un chant peu commun, caractères de sélection sexuelle. Sur cette île, cet oiseau s'est croisé avec une femelle *G. fortis* qui elle-même possédait quelques gènes de *G. scandens*. Au bout de la troisième génération, seuls des croisements consanguins entre les descendants de cette lignée sont constatés et ce sur plusieurs générations. Cet exemple montre que l'isolement prézygotique peut s'opérer très rapidement dans de petites populations. De plus, cette étude révèle un isolement reproductif lié à la conjugaison de plusieurs événements aléatoires rares d'immigration et d'introgession, et d'une hybridation initiale entre deux individus déjà hybrides et de sélection naturelle. La divergence de taille de bec et de chant ne s'est pas effectuée en sympatrie par un processus de déplacement de caractère qui aurait été dû à une compétition entre espèces ou à un mécanisme de renforcement limitant l'hybridation entre deux espèces, mais existait chez le mâle immigrant. En revanche, la sélection naturelle a favorisé les croisements consanguins car l'espèce *G. fortis* résidente sur l'île a connu une drastique réduction d'effectif suite à une forte compétition avec une autre espèce *G. magnirostris*. La barrière reproductrice s'est mise en place par chance, du fait d'un apprentissage imparfait d'un chant local chez le mâle immigrant. Même s'il est irréfutable que la sélection naturelle constitue un mécanisme important dans la diversification et l'adaptation des espèces, ce processus peut être non corrélé à la mise en place de l'isolement reproductif.

Et *quid* de la spéciation aux temps géologiques ? Eldredge et Gould en 1972 ont introduit le modèle des équilibres ponctués pour expliquer la faible abondance des formes intermédiaires dans les collections de fossiles.

Ce modèle s'oppose à celui du gradualisme évolutif. Selon ce modèle, il y aurait des changements dans la vitesse de l'évolution. Des périodes caractérisées par une vitesse d'évolution quasi nulle, nommées stases évolutives, alterneraient avec des périodes plus brèves, à l'échelle paléontologique, de spéciation conduisant à la différenciation de nouvelles espèces.

Comme nous venons de le voir, la spéciation peut être lente dans certains cas de spéciation allopatrique sans variabilité génétique déjà existante ou rapide, voire très rapide, en une génération dans certains cas de spéciation sympatrique. On peut également se demander s'il y a une corrélation entre le nombre d'espèces formées et le temps d'évolution. Chez les limules, arthropodes marins Mérostomes, on décrit moins d'une vingtaine d'espèces dont seulement quatre actuelles alors que l'apparition de la limule remonte à 350 millions d'années. En revanche, concernant les Pinsons de Darwin, on dénombre la formation de 14 espèces en moins de 100 000 ans.

## Conclusion

Au cours du temps, l'espèce a reçu une multitude de définitions, ce qui montre qu'aucune ne peut être reconnue comme universelle, applicable en toutes circonstances et à toute entité biologique. L'espèce recouvre à l'évidence quelque chose d'abstrait et ne peut être considérée que comme une notion. Ceci tient au fait que l'espèce recouvre deux concepts, celui de la classification et celui de l'évolution des taxons. Ainsi, la classification, dont le but est de ranger les entités biologiques dans des catégories fixes, se heurte à la non-immuabilité des espèces. L'espèce n'est jamais appréciable dans sa totalité mais seulement par le biais d'échantillons d'individus qui rendent rarement compte de toute l'étendue de sa variabilité. De plus, animaux et végétaux ne sont pas logés à la même enseigne en ce qui concerne la délimitation de l'espèce. Cette différence est d'autant plus flagrante si l'on considère que 30 % des espèces d'arthropodes tropicaux ne sont représentés que par un seul individu avec des échantillonnages fiables alors que ce taux est de 8 % chez les plantes (Lim *et al.* 2011). Ainsi, n'en déplaise à certains botanistes, un poil de travers chez une drosophile peut promouvoir la différenciation d'une espèce, de même qu'un son de casserole chez un pinson, dès lors que ces caractères sont impliqués dans les mécanismes d'isolement reproductif. Chaque espèce est un cas, et les mécanismes conduisant à la formation des espèces sont complexes et souvent forment des combinaisons uniques.

On peut s'interroger avec Darwin (1859) sur « la somme des différences considérées comme nécessaires pour donner à deux formes le rang d'espèce » qui selon lui était « complètement indéfinie ». Lherminier et Solignac (2005) rapportent que Darwin, dans une lettre du 24 décembre 1856 adressée à Hooker, soulignait déjà que les critères employés pour définir une espèce étaient différents selon les auteurs : « J'étais en train de comparer plusieurs définitions de l'espèce. [...] C'est vraiment amusant de voir quelles différentes idées prédominent dans les pensées des naturalistes, quand ils parlent "d'espèce". [...] Je crois que tous cherchent à définir l'indéfinissable ».

Alors la quête de l'espèce a-t-elle encore un avenir ou appartient-elle déjà au passé ? Faut-il jeter l'éponge ? Même si tous les problèmes ne sont pas résolus, les avancées moléculaires et les approches intégratives de la taxinomie nous font entrevoir le Graal.

La délimitation des espèces revêt un intérêt majeur dans les approches d'identification d'organismes d'intérêt agronomique ou médical et de biologie de la conservation ou de préservation de la biodiversité. Cependant, l'étude de la biodiversité ne peut se limiter au comptage d'un nombre d'espèces et doit intégrer les différentes facettes de la variabilité génétique. L'étude de la biodiversité et de l'adaptation des organismes aux changements globaux représente un enjeu stratégique, économique et sociétal important. Cependant, la dérive majeure d'une telle entreprise est de sauver non plus la biodiversité mais l'anthropodiversité. Oubliant alors notre statut de cas d'espèce, nous serions quelques siècles plus tard, retournés à la position la plus haute sur les arbres phylogénétiques, effeuillant branches basses et élaguant gourmands et rejets peu productifs et mangeurs de sève, et peut-être finirions-nous par couper la branche sur laquelle nous sommes assis. Gageons que cela serait alors un moindre mal pour la sauvegarde de la biodiversité !

## Bibliographie

- AURY J.-M *et al.* (2006). Global trends of whole-genome duplications revealed by the ciliate *Paramecium tetraurelia*. *Nature* **444**, 171-178.
- BUFFON G. (1753). *Histoire naturelle, générale et particulière*. 44 vols. (1749-1804) Imprimerie Royale, puis Plassan, Paris.
- CACRAFT J. (1983). Species concepts and speciation analysis. *Curr. Ornithol.* **1**, 159-187.
- CAROLI LINNÆI (Carl Linné) (1758). *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Holmiæ, Impensis direct. Laurentii Salvii (Salvius publ.).

- CARSON H.L. (1957). The species as a field for gene recombination. In *The species problem* (ed. E. Mayr). A.A.A.S., Washington DC, 23-38.
- CASTIGLIA R., GORNUNG E., CIVIDIN M. & CRISTALDI M. (2011). High diversity of centric fusions with monobrachial homology in an area of chromosomal polymorphism of *Mus musculus domesticus*. *Biol. J. Linn. Soc.* **103**, 722-731.
- CBOL PLANT WORKING GROUP (2009). A DNA barcode for land plants. *PNAS* **106**, 12794-12797.
- CEBALLOSA G. & EHRLICH P.R. (2009). Discoveries of new mammal species and their implications for conservation and ecosystem services. *PNAS* **106**, 3841-3846.
- CHASE M.W., SALAMIN N., WILKINSON M., DUNWELL J.M., KESANAKURTHI R.P., HAIDAR N. & SAVOLAINEN V. (2005). Land plants and DNA barcodes: short-term and long-term goals. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **360**, 1889-1895.
- COWAN R.S., CHASE M.W., KRESS W.J. & SAVOLAINEN V. (2006). 300,000 species to identify: problems, progress, and prospects in DNA barcoding of land plants. *Taxon* **55**, 611-616.
- DARWIN C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. J. Murray, London.
- DELSUC F., BRINKMANN H. & PHILIPPE H. (2005). Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. *Nat. Rev. Genet.* **6**, 361-375.
- ENNOS R.A., FRENCH G.C. & HOLLINGSWORTH P.M. (2005). Conserving taxonomic complexity. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 164-168.
- GAZIS R., REHNER S. & CHAVERRI P. (2011). Species delimitation in fungal endophyte diversity studies and its implications in ecological and biogeographic inferences. *Mol. Ecol.* **20**, 3001-3013.
- GOULD S.J. (2005). *Le renard et le hérisson*. Seuil, Paris.
- GRANT P.R. & GRANT B.R. (2009). The secondary contact phase of allopatric speciation in Darwin's finches. *PNAS* **106**, 20141-20148.
- HARRY M. (2008). *Génétique moléculaire et évolutive*. 2<sup>e</sup> édition, Maloine, Paris.
- HAJIBABAEI M., JANZEN D.H., BURNS J.H., HALLWACHS W. & HEBERT P.D.N. (2006). DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera. *PNAS* **103**, 968-971.
- HEBERT P.D.N., CYWINSKA A., BALL S.L. & DE WAARD, J.R. (2003a). Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. B* **270**, 313-321.
- HEBERT P.D.N., RATNASINGHAM S. & DE WAARD, J.R. (2003b). Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit I divergences among closely related species. *Proc. R. Soc. B* **270**, S96-S99.
- HENNIG W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- KELLEHER E.S. & BARBASH D.A. (2010). Evolutionary biology: Expanding islands of speciation. *Nature* **465**, 1019-1020.
- HOLLINGSWORTH P.M., GRAHAM S.W. & LITTLE D.P. (2011). Choosing and using a plant DNA barcode, *PLoS ONE* **6**(5): e19254.
- KANESHIRO K.Y. (1990). Natural hybridization in *Drosophila*, with special reference to species from Hawaii. *Revue canadienne de zoologie* **68**, 1800-1805.
- KAWAKAMI T., BUTLIN R.K., ADAMS M., PAULL D.J. & COOPER S. (2009). Re-examination of a proposed case of stasipatric speciation: phylogeography

- of the Australian morabine grasshoppers (*Vandiemenella viatica* species group). *Mol. Ecol.* **18**, 3429-3442.
- KONSTANTINIDIS K. & TIEDJE J.M. (2005). Genomic insights that advance the species definition for prokaryotes. *PNAS* **102**, 2567-2592.
- LACHAISE D. HARRY M. SOLIGNAC M., LEMEUNIER F., BENASSI V. & CARIOU M.L. (2000). Evolutionary novelties in islands: *Drosophila santomea*, a new melanogaster sister species from Sao Tomé. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**, 1487-1495.
- LAHAYE R. *et al.* (2008). DNA barcoding the floras of biodiversity hotspots. *PNAS* **105**, 2923-2928.
- LARSEN P.A., MARCHÁN-RIVADENEIRA M.R. & BAKER R.J. (2010). Natural hybridization generates mammalian lineage with species characteristics. *PNAS* **107**, 11447-11452.
- LHERMINIER P. & SOLIGNAC M. (2005). *De l'espèce*. Syllepse, Paris.
- LIM G.S., BALKE M. & MEIER R. (2011). Determining species boundaries in a world full of rarity: singletons, species delimitation methods. *Syst. Biol.* DOI: 10.1093/sysbio/syr030.
- MALLET J. (2007). Hybrid speciation. *Nature* **446**, 279-283.
- MAYR E. (1942). *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- MICHEL A.P., SIM S., POWELL T.H.Q., TAYLOR M.S., NOSIL P. & FEDER J.L. (2010). Widespread genomic divergence during sympatric speciation. *PNAS* **107**, 19724-9729.
- MILLER S.E. (2007). DNA barcoding and the renaissance of taxonomy. *PNAS* **104**, 4775-4776.
- MONAGHAN M.T. *et al.* (2009). Accelerated species inventory on Madagascar using coalescent-based models of species delineation. *Syst. Biol.* **58**, 298-311.
- OCHMAN H., LERAT E. & DAUBIN V. (2005). Examining bacterial species under the specter of gene transfer and exchange. *PNAS* **102**, 6595-6599.
- PATERSON H.E.H. (1985). The recognition concept of species. In *Species and Speciation* (ed. E.S. Vra), Transvaal Museum Monograph 4, Pretoria, 21-29.
- PONS J. *et al.* (2006). Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Syst. Biol.* **55**, 595-609.
- RAY J. (1686-1704). *Historia plantarum*. 3 vols. Smith and Waldorf, London.
- RICHTER M. & ROSSELLO-MORA R. (2009). Shifting the genomic gold standard for the prokaryotic species definition. *PNAS* **106**, 19126-19131.
- RIESENFELD C.S., SCHLOSS P.D. & HANDELSMAN J. (2004). Metagenomics: genomic analysis of microbial communities. *Annu. Rev. Genet.* **38**, 525-552.
- ROOSE-AMSALEG C., GARNIER-SILLAM E. & HARRY M. (2001). Extraction and purification of microbial DNA from soil and sediment samples. *Appl. Soil Ecol.* **18**, 47-60.
- SALAZAR C. *et al.* (2010). Genetic evidence for hybrid trait speciation in *Heliconius* butterflies. *PLoS Genet.* **6**(4): e1000930.
- SAUNDERS G.W. (2005). Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future applications. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **360**, 1879-1888.

- SCHLUTER D. (2009). Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science* **323**, 737-741.
- SIMPSON G.G. (1961). *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- SITES J.W.JR. & MARSHALL J.C. (2003). Delimiting species: A Renaissance issue in systematic biology. *Trends Ecol. Evol.* **18**, 462-470.
- SMITH M.A. *et al.* (2008). Extreme diversity of tropical parasitoid wasps exposed by iterative integration of natural history, DNA barcoding, morphology, and collections. *PNAS* **105**, 12359-12364.
- SONG H., BUHAY J.E., WHITING M.F. & CRANDALL K.A. (2008). Many species in one: DNA barcoding overestimates the number of species when nuclear mitochondrial pseudogenes are coamplified. *PNAS* **105**, 13486-13491.
- TAUTZ D., ARCTANDER P., MINELLI A., THOMAS R.H. & VOGLER A.P. (2003). A plea for DNA taxonomy. *Trends Ecol. Evol.* **18**, 70-74.
- TEMPLETON A.R. (1989). The meaning of species and speciation: A genetic perspective. In *Speciation and its consequences* (ed. D. Otte & J.A. Endler). Sinauer, Sunderland Mass., 3-27.
- VAN VALEN L. (1976). Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* **25**, 233-239.
- VIEITES D.R. *et al.* (2009). Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *PNAS* **106**, 8267-8272.
- WHITE M.J.D., BLACKITH R.E., BLACKITH R.M. & CHENEY J. (1967). Cytogenetics of the *viatica* group of morabine grasshoppers. I. The "coastal" species. *Austr. J. Zool.* **15**, 263-302.

### Inventaires de la biodiversité

Face aux développements anthropiques croissants et à leurs conséquences patentes sur l'environnement en termes de disparition ou de mise en danger d'espèces ou d'introduction d'espèces invasives, des demandes locales, nationales et internationales de plus en plus nombreuses ont été formulées afin d'accélérer l'inventaire de la biodiversité avant qu'il ne soit trop tard. Ainsi, l'année 2010 a-t-elle été déclarée année de la biodiversité.

En France, différents inventaires (Programme Natura 2000, Inventaire national du patrimoine naturel en France, <http://inpn.mnhn.fr>) ou des expéditions lointaines outre-mer (Expédition Clipperton en 2005, Expédition Santo en 2006, programme Îles Éparses, 2009, 2011 ...) ont été financés. Des programmes gouvernementaux ont été mis en place, visant à documenter la biodiversité à différentes échelles (Programmes ANR, 6<sup>e</sup> extinction, BioAdapt,...). En 2008, la Fondation pour la recherche sur la biodiversité ([www.fondationbiodiversite.fr](http://www.fondationbiodiversite.fr)) a été créée par les ministères en charge de la recherche et de l'écologie et fondée par huit établissements et organismes de recherche publics et se définit comme « un point de convergence entre les différents acteurs scientifiques et acteurs de la société ». Citons également l'entreprise de la « bibliothèque du vivant » dont le but principal est de caractériser la biodiversité sur le plan moléculaire à différentes échelles taxinomiques et de la mettre en lien avec la biodiversité des collections nationales de spécimens (<http://bdv.ups-tlse.fr>).

Sur la toile, différents sites ont vu le jour ayant comme objectif une plus large diffusion des données taxinomiques (liste non exhaustive) :

« Global Biodiversity Information Facility » ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)) est un portail d'information taxinomique comportant une base de données numériques de spécimens de référence (types). « Biodiversity Heritage Library » ([www.bhl.si.edu](http://www.bhl.si.edu)) s'efforce de développer une bibliothèque numérique de publications de taxonomie.

« Encyclopedia of life : [eol.org](http://eol.org) » est un portail encyclopédique participatif ouvert en 2008 qui a pour but de documenter toutes les espèces vivantes.

Et aussi :

« Global Taxonomy Initiative and Global Strategy for Plant Conservation of the Convention on Biological Diversity » ([www.biodiv.org](http://www.biodiv.org)), « Bio-Net International » ([www.bionet-intl.org](http://www.bionet-intl.org)), The Consortium for the Barcode of Life ([www.barcoding.si.edu](http://www.barcoding.si.edu))...